云 南 植 物 研 究 1990; 12(4):353—365
Acta Botanica Yunnanica

杜鹃属的系统发育与进化

闵天禄 方瑞征
(中国科学院昆明植物研究所，昆明650204)

摘要 本文以形态学为基础，结合一些新的有关资料，如解剖学、细胞学、化学等方面的证据讨论了杜鹃属的系统发育与进化问题，认为常绿杜鹃亚属在本属系统发育中处于原始地位，其中的云锦杜鹃亚组、耳叶杜鹃亚组、大叶杜鹃亚组和杯毛杜鹃亚组等4个亚组是原始类群，也即是其祖先的直接后裔。本属的原始祖先是具常绿习性，各部无毛（也无鳞片），花部不定数，具复合三叶隙构造的乔木，即类似现存原始类群的植物，它们生长于白垩纪至早第三纪古北大陆南缘，大约在我国西南部的热带山区森林环境中。随着地史的变迁，杜鹃属在漫长的进化过程中平行进化和发展为两个进化枝，一枝分化成各部被鳞片的热带附生类群或高山类群（包括4个亚属），另一枝演变为多少被毛的温带林下的半常绿至落叶类群（3个亚属），有鳞的髯花杜鹃组及落叶的日本马银组和落叶杜鹃组是两个进化枝演化上的高级类群。

关键词 杜鹃属；系统发育；进化

THE PHYLOGENY AND EVOLUTION OF GENUS RHODODENDRON

Ming Tienlu, Fang Ruizheng
(*Kunming Institute of Botany, Academia Sinica,* Kunming 650204)

Abstract In order to study the phylogeny and evolution of genus *Rhododendron*, we detail six problems as follows:

1. The problems of classification and system of *Rhododendron* are discussed and the recent articles by H. F. Copeland (1943), H. A. Seithe (1960, 1980), M. N. Philipson and W. R. Philipson (1986) are also reviewed. We believe that the system proposed by H. Sleumer (1949) is a natural system.

2. The systematic position of *Rhododendron* is recognized as a representative original genus in phylogenetic process of the family Ericaceae.

3. From the habit and the characters of leaf anatomy, indumentum, vascularization of nodes (or leaf trace), and the positon of the flower buds on a stem, inflorescence types, corolla forms, the numbers of corolla lobs and stamens as well as ovary

1989-12-21收稿

locules, seed types, the numbers of chromosome etc., the evolutional tendencies of those morphology and anatomy are discussed.

4. The evolutionary relationships among subgenera of *Rhododendron* are showed in this paper.

Based on the morphological characters and some recent studies such as anatomy, cytology, chemistry etc. have demonstrated that the phylogeny of this genus are evidential. It can be regarded that the *Rhododendron* with evergreen tree, glabrous and elepidote, the numbers of flower parts indefinite and with comples trilacunar node are the ancestral group. The subgenus *Hymenanthes* apparently represents a primitive state in this genus. Among those subsect. of subgenus *Hymenanthes*, the subsect. *Fortunea, Auriculata, Grandia, Falconera* are the primitive groups or can be regarded as the descendents of ancestor of this genus.

Closely associated with the change of historical geological periods two large branches nearly parallelly evolved from this genus. The one has been developed into the lepidote tropical epiphytes and alpine taxa, including the 4 subgen.: *Rhododendron, Pseudazalea, Pseudorhodorastrum* and *Rhodorastrum*, the another one into the taxa which are more or less haired, semi-evergreen or deciduous under temperate forest, including the 3 subgen.: *Azaleastrum, Tsutsusi, Pentanthera*.

5. Two problems are discussed on three phylogenetic stage of development and evolutionary directions in each taxa of this genus. All of these phenomena closely associated with the great changes of environmental conditions.

6. Phylogeny of *Rhododendron* reflects the vicissitudes of paleogenic geology and climate, namely, closely related to the evolution of palleogeographical environment. The plants of *Rhododendron* were originated from south margin of Laurasia in late Cretaceous time, probably under forest environment in the tropical mountains of southwestern China.

Key words *Rhododendron*; Phylogeny; Evolution

J. Hutchinson[1]发表的“杜鹃属的分类与进化”，尽管文中提出的一些进化原则和线索仍有参考价值，限于当时的研究进展还没有一个完整的分类系统为依据，因而不可能阐明杜鹃属的系统发育与进化问题。H. Sleumer[2]发表杜鹃属的分类系统以来，使本属的研究步入了一个新的阶段，此后，诸如染色体[3]、表皮附属物[4]、表皮解剖[5]、叶隙结构[6]、种子和种苗形态[7，8]、化学分类[8，9]等研究工作的相继开展，积累了丰富的资料，然而由于受各自研究领域和学科的局限，往往作出与本属进化规律相反的推导和结论，至今，围绕系统发育与进化的基本问题仍存在着许多争议，从而促使我们涉足这一命题，并借此阐明我们的论点。

一、关于分类与分类系统的评述

英国杜鹃协会1930年出版的“The Species of Rhododendron”[10]一书，首次汇集了

当时杜鹃属的全部种类，全书收载了850余种，并归类划分成45个系（Series），这无疑是一大贡献。但书中这些等级平行的系只能算是一个初步系统归类，未能揭示类群的演化系列和进化水平，因而还不能称之为分类系统。

H. F. Copeland[11]主张把该属解体分立为*Therorhodion*、*Azalea*、*Azaleastrum*、*Rhododendron*和*Hymenanthes* 5个属，虽然作者认识到演化上的大类群，但这一划分却把一个自然有机整体的杜鹃属人为地割裂开来，并将带来命名上的一系列混乱。

H. Sleumer[2, 8]根据花芽与营养芽的着生位置，花部器官、果实和种子的形态构造及植物习性等特征，在属下划分成8个亚属、19组，标志了近代分类学领域的重要成就，尽管后来的学者作过某些修正，至今仍被公认是一个比较完善的分类系统。J.B. Haborne和C. A. Williams[9]对杜鹃属的化学分类研究指出，甲基黄烷酮（catyatin）是常绿杜鹃亚属 subgenus *Hymenanthes* 的鉴别特征，映山红亚属 subgenus *Tsutsusi* 含棉子皮亭（gossypetin）和香豆素（coumarins），而落叶杜鹃亚属 subgenus *Pentanthera*不含这两种成分，从而对H. Sleumer系统中亚属的划分提供了证据。

H. A. Seithe[8]对本属表皮附属物——鳞片、腺体和毛被进行分类学的研究，提出在亚属之上建立3个超亚属的等级：1.杜鹃超亚属Chorus subgenus *Rhododendron*（包括了有鳞的4个亚属）以具鳞片和单毛为特征；2.落叶杜鹃超亚属Chorus subgenus *Nomazalea*（包括subgenus *Azaleastrum*, *Tsutsusi* and *Pentanthera* 3个亚属）具腺体和单毛；3.常绿杜鹃超亚属Chorus subgenus *Hymenanthes*（仅含常绿杜鹃亚属）具腺体和各式毛被。这种划分相似于早期人们将杜鹃属分为*Rhododendron*、*Azalea*和*Hymenanthes* 3个属，只不过作了降级处理。我们认为，表皮附属物是系统发育过程中的次生性特征，不宜作为划分大类群的本质依据，例如，第2、第3超亚属并不像作者拟定的那样绝对，它们都多少一致地有腺体、刚毛和柔毛，因此，单纯用毛被类型来划分属下高级分类单位是靠不住的，还会造成分类等级划分上的繁琐现象。

1978年以来，由英国爱丁堡皇家植物园发起对杜鹃属进行系统订正[8, 12—14]，对许多种类作了合理的归并，但在亚属划分上出现两种极端的处理：J. Cullen[12]将有鳞的4个亚属归并成一个庞大的亚属、即subgenus *Rhododendron*，而M. N. Philipson and W. R. Philipson[14]却将马银花亚属subgenus *Azaleastrum* 再行细分，把其中的两个单种组（白花马银组Sect. *Candidastrum*和日本马银组Sect. *Mumeazalea*）提升为两个亚属——subgenus *Candidastrum* and *Mumeazalea*。上述表现出对亚属等级的概念和划分水平上的两种极不一致的观点，如按J. Cullen 的"归并"观点，似乎应将马银花亚属、映山红亚属、落叶杜鹃亚属归并成1个亚属，反之，若照M. N. Philipson等的划分处理，势必应将杜鹃亚属subgenus *Rhododendron*中的髯花杜鹃组 Sect. *Pogonanthum*和越桔杜鹃组Sect. *Vireya*提升成两个亚属。以上对H. Sleumer 系统中亚属的修订并不算成功，还有待于进一步研究和商榷。此外，我们也不赞同 M. N. Philipson等将云间杜鹃属 *Therorhodion* 归入杜鹃属中作为一个亚属处理，虽然它具有三叶隙特征与杜鹃属的复杂叶隙结构极相近缘，但其花梗上有2枚较大的叶状苞片而与无苞片的杜鹃属明显相区别。

二、杜鹃属的系统位置

本属植物多为常绿大灌木，有的为高大乔木，并具有革质全缘的叶片，花序通常为顶生总状伞形，花冠大，钟形或漏斗状钟形，花部通常5基数，有些类群中花萼和花冠裂片6—7(-8)、雄蕊和子房室多少不定数，子房上位，果为室间开裂的蒴果，果瓣木质至纸质，种子多数，有翅至无翅。染色体基数13(2n=26)，有4、6、8、12倍体的种类和类群。茎节解剖研究表明，单叶隙是杜鹃花科中各个属共同的稳定特征，唯独杜鹃属具有从单叶隙至复合三叶隙的复杂结构。以上特征、特别是花部器官和叶隙结构表明，该属无疑是杜鹃花科中最原始的属。本属有850余种，广布北半球[15, 16]。

三、系统发育过程中形态、构造的演化规律

直至目前为止有关本属系统演化问题存在着不同的观点和争议。

J. Hutchinson[1]指出花部器官在进化上的意义是正确的，但他同时认为顶生花序和腋生花序来源不同，故提出常绿杜鹃类是通过杯毛杜鹃亚组subsect. *Falconera*显示与第伦桃属*Dillenia*和木兰属*Magnolia*有密切亲缘关系，而马银花、映山红和落叶杜鹃等亚属则通过长蕊杜鹃组Sect. *Choniastrum*直接出自山茶属*Camellia*，此种二元发生论已为近代形态学研究[17]证明是不能成立的，本属中可以找到顶生花芽退化演变为腋生花序的例证。

F. Kingdon Ward[7]对杜鹃属种子和种苗形态的研究后认为种子无附属物的是原始型，这正是有鳞的高山类群的特征，其结论是有鳞杜鹃(包括杜鹃亚属subgenus *Rhododendron*)为本属的原始类群，其演化途径为有鳞杜鹃⟶无鳞杜鹃，从高山⟶森林。作者未对有鳞杜鹃、特别是其中的高山类群形态、构造的进化性质进行比较研究，而仅依据种子和种苗的特征提出的论点，与我们对本属系统发育规律的研究，其结论是相反的。

W. R. Philipson and M. N. Philipson[6]对本属茎节解剖研究后指出，常绿杜鹃亚属subgenus *Hymenanthes*具复杂的三叶隙结构，其余亚属（包括杜鹃花科其余的属）几乎全为单叶隙（仅马银花亚属中的长蕊杜鹃组Sect. *Choniastrum*为居间型叶隙，此外，还有少数过渡性的叶隙）。作者提出单叶隙⟶三叶隙的演化路线，认为常绿杜鹃亚属是进化类群。与此相反，E. W. Sinnott and L.H. Bailey〔转引自C. B. Back，张芝玉等译〕[18]关于双子叶植物节部解剖指出三叶隙是“古老型”（是毛莨目、蔷薇目、柔荑花序类等较原始的双子叶植物的特征），在被子植物进化线上很早就出现了。我们赞同这一论点，即单叶隙是由三叶隙进化而来。

如前所述，H. A. Seithe[4, 8]对本属表皮毛被和鳞片进行了分类研究，认为腺体和单毛（刚毛或糙伏毛）较之鳞片和其他毛类型原始，他研究后提出具有腺体和单毛的落叶杜鹃超亚属（包括马银花、映山红和落叶杜鹃3个亚属）是本属的原始类群，由此分别演化出有鳞的杜鹃超亚属和无鳞的常绿杜鹃超亚属。实际上在常绿杜鹃亚属中同样

存在具有腺体和单毛的类群，例如云锦杜鹃亚组 subsect. *Fortunea*、耳叶杜鹃亚组 subsect. *Auriculata*、露珠杜鹃亚组 subsect. *Irorrata* 等等，作者仅依据毛被的分类研究作出的推断尚不能揭示本属系统发育的内在规律。

杜鹃属系统发育受着"时"、"空"的制约，即与地史和环境密切相关连，它们无不在植物的形态和构造上打下烙印，综合研究形态、构造上的特征及其进化性质，才能揭示其系统发育的规律，应避免孤立地研究一、二个（尤其是次生性的）特征而得出的简单结论。花、果的特征，一系列解剖学特征和细胞学证据是我们研究本属进化问题的基本依据，结合近代研究的进展，我们认为本属系统发育可能是沿着以下途径演化和发展的。

1.地生——→附生。

2.常绿——→半常绿至落叶。

3.叶片革质宽大，表皮细胞（2—）3层，等大，有贮水组织，角质层薄，无突起物（常绿杜鹃亚属）——→叶片厚革质或革质，较小，表皮细胞2层，分化，下层细胞大，无贮水组织、角质层厚，有突起物（有鳞杜鹃）；或表皮仅1层细胞，无贮水组织，角质层薄，无突起物（落叶类群和有鳞附生类群）。

4.植物体各部无毛——→腺体或腺毛——→分别演化为各式鳞片或各式毛被。

5.复合三叶隙——→三叶隙——→居间型或各种不明显的过渡型——→单叶隙。

6.花序顶生——→（顶生花芽退化而变为）腋生；混合芽（花芽与营养芽同在一顶芽中，如映山红亚属）——→非混合芽（二者分开，如落叶杜鹃亚属）。

7.多花总状伞形花序——→少花伞形花序——→（特化为）单花。

8.花冠大，宽钟形或漏斗状钟形——→花冠小，辐状、高脚碟状或肉质管状；花冠裂片8、7、6——→5。

9.雄蕊多数（25—22—）16、14、12——→10、8、7、6——→5；雌、雄蕊伸出或与花冠等长——→极度缩短内藏于花冠管下部。

10. 子房（25—）12、10——→5室。

11. 蒴果果瓣木质、直立——→薄革质或纸质、反卷。

12. 种子有鳞片状狭翅——→无翅或两端具线形长尾状附属物。

13. 染色体：2倍体（2N＝26）——→4、6、8、12倍体。

四、各亚属间的演化关系

我们认为 H. Sleumer 系统是一个自然的分类系统，以此出发讨论属下各类群——亚属和组的演化关系。图1所示，以常绿杜鹃亚属为起点，分两个进化枝向前演化和发展。

根据上述形态、构造演化趋势的分析，常绿杜鹃亚属subgenus *Hymenanthes* 无疑是本属中的原始亚属，它们的一般特征是：多为乔木或大灌木，叶常绿，革质，宽大，无毛或有腺体、刚毛、柔毛或分枝状毛，表皮细胞（2—）3层，不分化，等大，有贮水组织，角质层薄，无突起物，节部解剖为杜鹃花科和杜鹃属中唯一有复合三叶隙和三

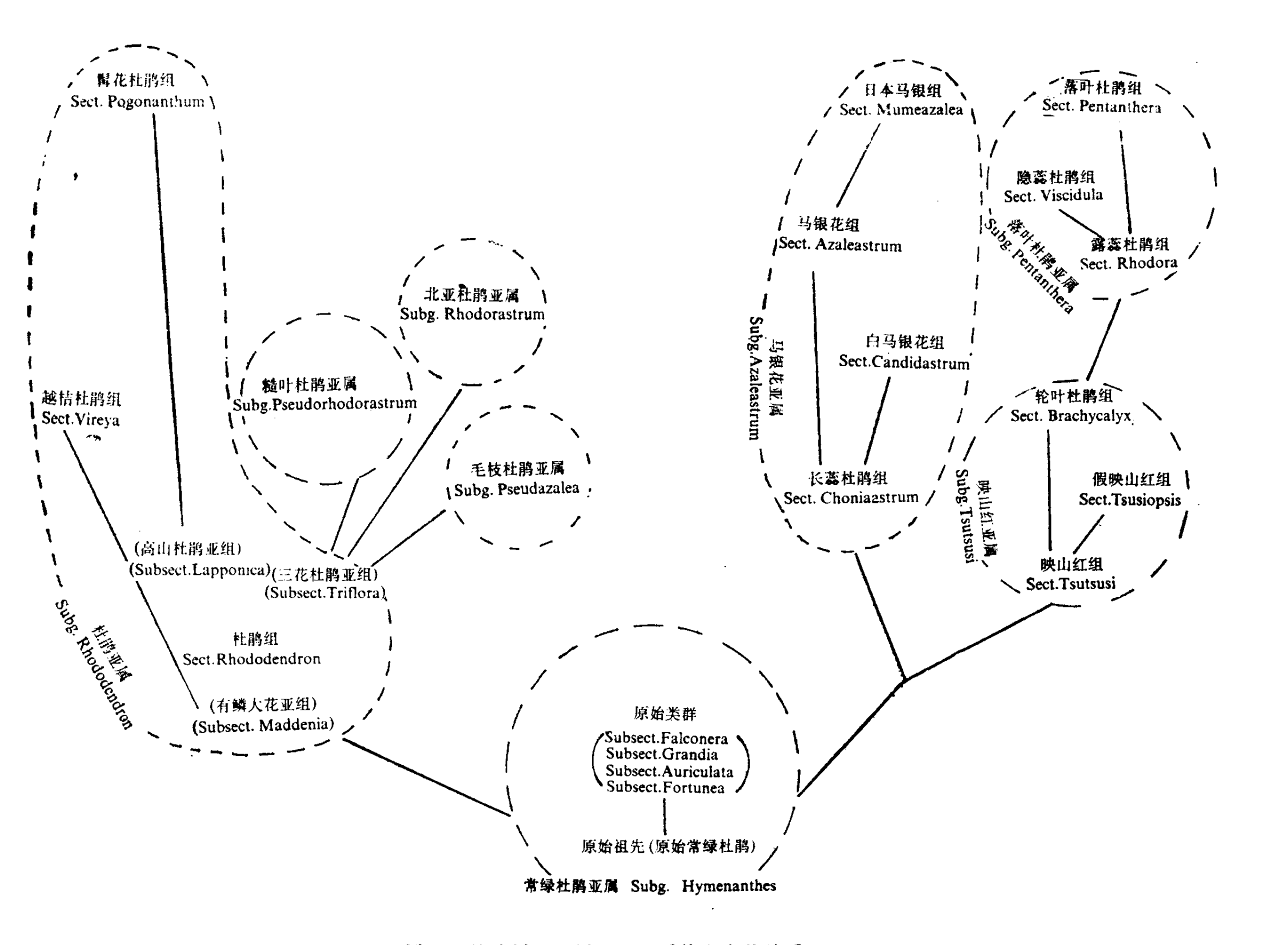


图 1 杜鹃属（亚属和组）系统发育的关系

Fig. 1 Phylogenetic relationships of *Rhododendron*

叶隙构造的成员，多花排列成顶生总状伞形花序，花冠大，宽钟形或漏斗状钟形，常具蜜腺囊，裂片（8、7、6—）5，雄蕊（22、16、14、12—）10，子房（10室以上—）10室，果瓣多少木质，种子有狭翅，染色体全为2倍体。

本亚属仅1组，其中花基数偏多或不定数的有4个类群：云锦杜鹃亚组 subsect. *Fortunea*、耳叶杜鹃亚组subsect. *Auriculata*、大叶杜鹃亚组 subsect. *Grandia*和杯毛杜鹃亚组 subsect. *Falconera*，它们均为亚热带常绿阔叶林中的常绿乔木或小乔木，叶片极宽大，脉序粗壮，花序多花，多少呈螺旋状排列在伸长的花序轴上，花萼和花冠裂片6—7（—8），雄蕊12—16（—22），子房12—14（—20室），节部具有复杂的复合三叶隙结构，从这些特征来看，它们无疑是本属的原始类群。这4个类群以川、滇为其分布中心，少数种类向东分布到贵州、广西北部、湖南、湖北西部至华东，向西达东喜马拉雅，这一广大地区有可能是本属植物起源和区系形成的关键地区（图2）[19]。如从系统发育的早期推断，无毛或具腺体的云锦杜鹃亚组向东分布，为被腺头刚毛或刚毛的耳叶杜鹃亚组所替代，向西演变为被绒毛或杯状毛被的大叶杜鹃亚组和杯毛杜鹃亚组，本属中其余亚属多少与上述原始类群有亲缘联系。

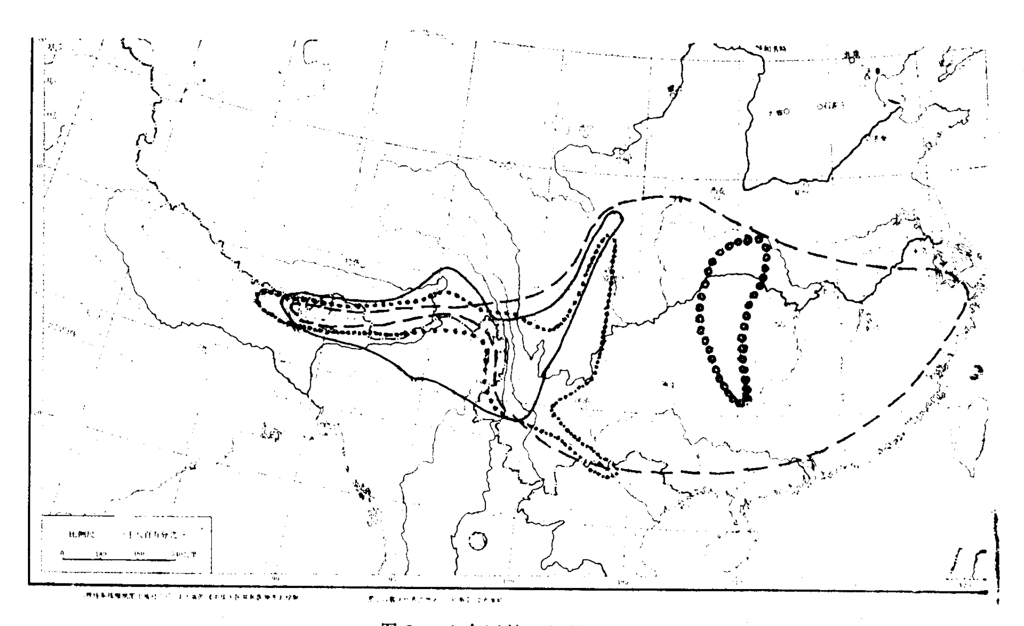


图2　4个原始亚组的分布区

Fig. 2　The distribution of 4 primitive subsection.

— — —　subsect. *Fortunea*;　　o o o o　subsect. *Auriculata*;

········　subsect. *Falconera*;　　————　subsect. *Grandia*.

如图1所示，从常绿杜鹃亚属演化出两个进化枝，一枝为有鳞杜鹃，另一枝是多少被毛、以落叶种类占优势的类群，其共同的进化标志是：（1）花序顶生变腋生；（2）花冠形状的进化，雄蕊和子房室的减少或退化；（3）落叶及附生类群的出现和发展，（4）节部演变成几全为单叶隙结构；（5）多倍体种群的出现和增加。

图1左边一枝为有鳞杜鹃，包括4个亚属：杜鹃亚属subgenus *Rhododendron*、糙叶

杜鹃亚属subgenus *Pseudorhodorastrum*、毛枝杜鹃亚属subgenus *Pseudazalea*和北亚杜鹃亚属 subgenus *Rhodorastrum*。有鳞杜鹃的鳞片是特化的腺体，即形态上扁化了的圆盘状腺体或称"腺鳞"，是适应旱生环境而出现的次生性结构，反映了有鳞杜鹃是在适应古地史和古气候的变迁过程中从原始（各部无毛或有腺体）的常绿杜鹃分化发展起来的一个进化分枝。杜鹃亚属构成了这一分枝的主体，约480余种，从热带亚洲分布到北极附近，遍及属的整个分布区，分为3个组，其共同特征是：常绿灌木至垫状小灌木，各部密被鳞片，叶片厚革质、较小，表皮细胞通常2层，分化，下层细胞大，无贮水组织，角质层厚，有突起物；几全为单叶隙结构；花序顶生（稀腋生），花冠小，漏斗形至辐状、高脚碟状或肉质管状，5裂，雄蕊10—5，子房10—5室，染色体除2倍体外，多倍体（4、6、8、12）种广泛存在于一些类群之中。上述特征显示出其进化性质，因而不赞同 F. Kingdon Ward 等学者把杜鹃亚属作为本属中的原始类群的观点。杜鹃组Sect. *Rhododendron* 花冠筒状或漏斗状钟形，雄蕊10、与花冠等长或伸出，果瓣革质或木质。本组中有鳞大花亚组subsect. *Maddenia* 的一些种类花冠6—7裂，雄蕊12—25，子房达12室，叶片革质宽大，节部解剖有过渡的痕迹（有如常绿杜鹃亚属中常见的叶隙进入叶柄时分离到皮层中），因而可以找到杜鹃亚属与常绿杜鹃亚属之间的亲缘线索。有鳞大花亚组还出现一些附生、花冠狭漏斗状、雄蕊10枚的种类，显示了与越桔杜鹃组Sect. *Vireya*的联系，后者大多为常绿附生小灌木、鳞片从圆盘状至放射状分裂，叶表皮细胞仅1层，花冠高脚碟状，雄蕊10，果瓣薄，常反卷，种子两端具线形长尾状附属物，它们可能自我国西南部和中南半岛之间的有鳞大花亚组演化而来的适应热带林下生活的附生类群，在马来西亚地区热带岛屿隔离分化，并获得高度繁衍。

杜鹃组中高山杜鹃亚组subsect. *Lapponica*出现了雄蕊内藏于花冠管内（*R. intricatum*）或雄蕊仅5枚（*R. complexum*）的种类，显示出杜鹃组向髯花杜鹃组 Sect. *Pogonanthum* 演化的线索，后者多花密集成球形或近头状，花冠高脚碟状，雄蕊减少到5枚，雌、雄蕊内藏于花冠管下部，全部种类分布于青藏高原。髯花杜鹃组和杜鹃组中的辐花杜鹃亚组 subsect. *Baileya*、亮鳞杜鹃亚组 subsect. *Heliolepida*、怒江杜鹃亚组 subsect. *Saluenensia*、朱砂杜鹃亚组 subsect. *Cinnabarina* 等，这些类群叶片极小，鳞片呈密覆瓦状排列，鳞片边缘大多圆齿状或锐齿裂，花冠演变成辐状、高脚碟状或肉质管状，多倍体（4、6、8、12）种均存在于这些类群中，并呈以东喜马拉雅－横断山脉为分布中心的图式（图3）[20]，它们是青藏高原隆升过程中分化发展起来的进化或化特类群[21, 22]，髯花杜鹃组代表有鳞一枝演化上的高级成员。

有鳞一枝还有3个小亚属，所含的种类不多，在形态构造上它们代表着后起的进化类群。糙叶杜鹃亚属（8种）为常绿小灌木，小枝和叶背常有刚毛或柔毛，花序腋生，雄蕊10—8枚。其中腋花杜鹃*R. racemosum*顶生花芽的存在以及帚枝杜鹃*R. virgatum*和糙叶杜鹃*R. scabrifolium*退化顶生花芽的发现[17]提供了顶生花序──→腋生花序的演化证据。毛枝杜鹃亚属（5种）和北亚杜鹃亚属（2种）为半常绿或落叶的类群，前者花序顶生，小枝有长硬毛，后一亚属花1（—2）朵腋生，小枝无毛。这3个亚属与杜鹃亚属中的杜鹃组有一定亲缘，杜鹃组中的三花杜鹃亚组subsect. *Triflora*是一群种系多样，分布广（约20种，自我国西南、华北至日本）的类群，其中分化出现有半落叶

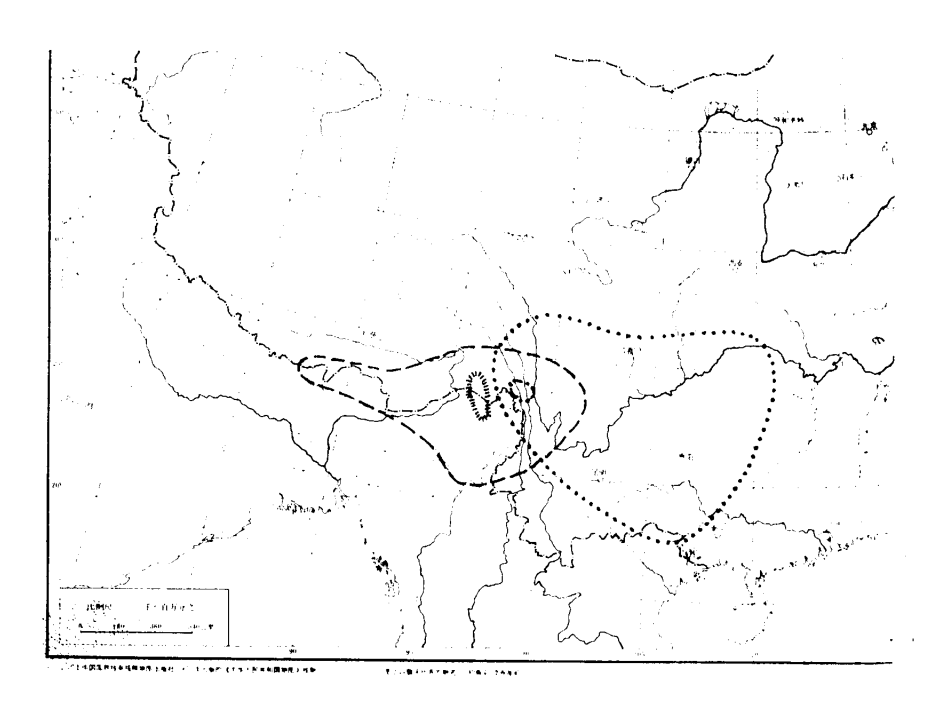


图 3　亚洲杜鹃属多倍体种的分布

Fig. 3　The distribution of polyploids in Asian Rhododendrons (by E. K. J. Ammal, 1950).

(2n = 26)

········ tetraploid 2n = 52;　— — — hexaploid 2n = 78

—·—·— octoploid 2n = 104　″″″″″″″″ dodecaploid 2n = 156

或花序顶生兼腋生、叶背有毛的种类，从而提示了这一演化关系的线索。

另一个进化枝（图 1 右枝）包括了无鳞、半常绿或落叶的 3 个亚属：马银花亚属 subgenus *Azaleastrum*、映山红亚属 subgenus *Tsutsusi*和落叶杜鹃亚属subgenus *Pentanthera*。这一枝在演化上又朝着花序顶生或腋生两个方向分道扬镳。

马银花亚属为常绿或落叶灌木，无毛或有刚毛，毛被往往局限于叶背中脉上，花序腋生，数朵至 1 朵，花冠漏斗形，5 裂，雄蕊10—5，子房 5 室。有 4 组，近30种，分布于东亚（仅 1 种分布到北美西部）。其中长蕊杜鹃组Sect. *Choniastrum* 和马银花组 Sect. *Azaleastrum* 为两个常绿类群，叶片革质至薄革质，有些种类小枝、花梗或沿叶片中脉被毛（刚毛、柔毛或腺毛），前者花序有 4—6 朵花，雄蕊10枚，果狭长，种子有附属物，节部解剖介于复杂叶隙——→单叶隙之间的“居间型”叶隙，从而提示了从常绿杜鹃亚属——→马银花亚属演化的锁链关系。马银花组与前者有亲缘，但节部为单叶隙结构，花 1—2 朵腋生，雄蕊 5 枚，种子无附属物，显然比前一组进化。另外，向日本和北美分布出现了两个落叶的单种组，它们均为单叶隙结构，分布北美西部的白花马银组 Sect. *Candidastrum* 各部有柔毛和腺毛，花 1—2 朵腋生，雄蕊10枚，产日本的日本马银组Sect. *Mumeazalea* 各部也有柔毛和腺毛，但花冠显著两侧对称，雄蕊 5，上方 2 枚极缩短且花丝被毛。前一组可能从长蕊杜鹃组演化而来，日本马银组则出自马银

花组，并演化到较高水平。

映山红亚属为半常绿至落叶灌木，被扁平糙伏毛或刚毛，单叶隙节，花序顶生，芽为混合芽（花芽与营养芽同出于一顶芽内），花冠钟状漏斗形，雄蕊10—5，种子无网纹。分3组，约50余种，分布东亚（日本至马来亚和菲律宾）。映山红组 Sect. *Tsutsusi* 是一群小枝（和常常沿叶片中脉）密被棕色扁平糙伏毛兼有腺头状刚毛的灌木，叶常绿或半常绿（常二型，春叶大，纸质，凋落；夏叶小，革质，宿存），散生于枝条上，花冠钟状漏斗形，雄蕊10—5，近50种，广布东亚。值得注意的是分布我国西南至华中的那些常绿和雄蕊10枚的种类， 它们显示出与常绿杜鹃亚属中的耳叶杜鹃亚组 subsect. *Auriculata*和麻花杜鹃亚组subsect. *Maculifera*有一定亲缘，对本亚属节部解剖发现有中心叶隙分枝，进一步旁证了这一亲缘联系。由映山红组朝着两个方向演化：假映山红组Sect. *Tsusiopsis*（仅1种，产日本）仍具常绿习性，雄蕊10枚，花冠钟状漏斗形，幼枝也被扁平糙伏毛，但后来脱落，叶常呈假轮生状集生枝顶；轮叶杜鹃组Sect. *Brachycalyx*（约7种，我国西南到日本）演变成全部落叶和小枝被刚毛和柔毛（但无扁平糙伏毛）的类群，叶3—5片假轮生状密集枝顶，花冠辐状漏斗形，雄蕊10—5。

落叶杜鹃亚属全部为落叶多分枝的小灌木，小枝被刚毛和柔毛（无扁平糙伏毛）；花序顶生，非混合芽，雄蕊10—5；种子具网纹。有3组，约23种，多数种类分布北美东部，东亚和欧洲种类较少。这一亚属中的露蕊杜鹃组Sect. *Rhodora*叶也呈假轮生状密集枝顶，雄蕊10—5，花冠辐状漏斗形，显示出与前一亚属中的轮叶杜鹃组有密切亲缘，共4种，东亚的2种雄蕊10枚，对应分布北美的2种雄蕊趋于减少（10—7、6、5）。由露蕊杜鹃组分别演化到隐蕊杜鹃组Sect. *Viscidula*和落叶杜鹃组Sect. *Pentanthera*，前一组（仅1种，分布日本）花冠筒状，裂片短，雄蕊10枚、短而内藏于花冠管下部。落叶杜鹃组（约19种，主要分布北美东部），花冠漏斗形，雄蕊只有5枚，东亚的种花冠较宽，无毛，北美和欧洲的种花冠较狭，被腺毛和柔毛，联系到上述露蕊杜鹃组东亚、北美对应种雄蕊的特征，进一步揭示了落叶杜鹃亚属是在东亚森林环境中从映山红亚属（通过轮叶杜鹃组—→露蕊杜鹃组的进化环节）演化而来，并在这里分化出落叶杜鹃亚属的各类群（组），落叶杜鹃组在北美东部出现多倍体种和分布有较多的种类，显然是冰后期以来在那里又获得了新的分化。

图1右枝的上述3个亚属表现出从常绿、半常绿至落叶，雄蕊10至5，以及单叶隙结构等均显示出进化的趋势和水平，由此我们不能赞同H. A. Seithe[8]单纯应用毛被特征提出这3个亚属是本属原始类群的观点。

五、系统发育的阶段

杜鹃属系统发育大致可分为下述3个阶段：

杜鹃属的原始祖先、即原始常绿杜鹃—→常绿原始类群代表了本属的早期分化阶段。我们推断，杜鹃属的原始祖先是生长于热带山区温暖湿润森林环境中的常绿乔木、各部无毛（也无鳞片）、叶片革质宽大，具复杂的三叶隙构造，花序顶生，花部器官不定数的植物，现存原始类群是其祖先的直接后裔或早期分化的产物，它们保留着其祖先

的若干原始性状和特征。

系统发育的第二阶段分化出现有各主要类群，种系获得了充分发展并迅速散布到整个北半球。4 个原始类群所隶属的常绿杜鹃亚属也有一定分化（如毛被的多样化，花演变为稳定的 5 基数），但分化水平不高，仍保留着较原始的性状（如常绿习性、顶生花序、三叶隙结构、全为 2 倍体种等）。从原始常绿祖先出发朝着两个方向发展，在漫长的进化过程中，一枝分化成各部密被(腺体状)鳞片的高山类群或热带附生类群，另一枝演变为（无鳞）多少被毛的半常绿或落叶的温带林下的类群。有鳞一枝（4 个亚属）以获得抗干、寒的次生性（腺体状）鳞片结构带来了进化上的一次飞跃，从森林到高山，从热带到北极圈附近，“占领”了北半球的广阔地域，形态、构造上产生了一系列分化：从常绿灌木演变出附生或少数落叶的类群，鳞片从疏到密、同型至异型，节部变成单叶隙结构，花序顶生兼有少数腋生，花冠 5 裂、形状多样化（狭长漏斗形、辐状或高脚碟状等）且变得小而狭，雄蕊10至较少（8、7、6），子房 5 室，种子周围有附属物演变到两端呈线形长尾或完全消失。另一进化枝则以不同程度获得半落叶或落叶习性而沿着另一方向发展，并在温带和亚热带山区森林中得到繁衍，从常绿灌木演变为半常绿（二型叶）至落叶多分枝小灌木，被腺毛、刚毛、糙伏毛或柔毛（但无鳞片），节部从居间型叶隙变为全部单叶隙，花序顶生（混合芽──→非混合芽）或腋生，花冠 5 裂、钟状至辐状漏斗形，雄蕊10至较少（8、7、6），子房 5 室，种子附属物消失、无网纹至有网纹。

系统发育第三阶段是两个进化枝进一步分化，出现了一些演化上的高级类群。有鳞一枝的高山类群获得了高度发展，诸如全缘状鳞片演变为边缘锯齿状、撕裂状至深裂成星芒状，花冠进一步特化(具长管的高脚碟状或肉质管状)，雄蕊演变到只有 5 枚，多倍体种类和类群的出现和增加等。髯花杜鹃组Sect. *Pogonanthum* 代表了这一进化枝的高级成员，其花序聚缩成近头状，雄蕊 5 枚，雌、雄蕊内藏于花冠管下部。此外，附生类群（越桔杜鹃组Sect. *Vireya*）获得进一步发展。另一进化枝演变为全部落叶的类群，如落叶杜鹃亚属中的落叶杜鹃组 Sect. *Pentanthera* 是一群雄蕊只有 5 枚的全落叶类群，并出现多倍体种。还有马银花亚属中的日本马银组 Sect. *Mumeazalea*其花冠显著两侧对称，雄蕊 5 枚，上方 2 枚趋于退化。

上述从原始常绿杜鹃出发分为两个进化枝，在系统发育过程中两枝显示出平行进化的关系。

六、系统发育与地史的关系

杜鹃属的原始祖先——原始常绿杜鹃大约发生于白垩纪古北大陆南缘（即我国西南山区）温暖湿润的森林环境中，早期分化即从这里开始并向四周扩散，分化产生了一些原始类群。晚白垩纪至早第三纪气候相对稳定的条件下分化出常绿杜鹃亚属的其余类群并散布到北半球各地，晚第三纪以来这一原始亚属没有出现新的分化，随着古气候的变迁处于从北向南退缩之中，经历第四纪冰期该亚属除长序杜鹃亚组 subsect. *Pontica* 还残留在欧、亚、北美中纬度（北纬45°）附近的避难所外，其余类群均退缩到起源地附近

的亚热带森林中。

有鳞一枝伴随着古地中海退缩和局部干旱环境的出现而较早地从其祖先——原始常绿杜鹃分化而来，有鳞大花亚组 subsect. *Maddenia*中一些种类的原始性状（具圆盘腺体状鳞片、花冠6—7裂、雄蕊和子房室多数、过渡痕迹的叶隙等）提供了早期分化的例证。适应干、寒的次生性鳞片结构的出现使有鳞的杜鹃亚属"迅速"地散布到整个北半球直至北极圈附近，如对应分布于欧洲和北美的两个亲缘极近的类群（锈叶杜鹃亚组 subsect. *Ferruginea* 和北美杜鹃亚组subsect. *Caroliniana*），更有趣的是高山杜鹃*R. lapponicum* 这一种，从斯堪的纳维亚半岛、经乌拉尔山脉、西伯利亚、阿拉斯加、加拿大北部至格陵兰，呈环北极分布，显然是冰期前就已分布到达这里，而在个别的、岛状的、未被冰层覆盖的局部地区幸存下来的残余种（上述地区均有化石报道），而不是原始种，该类群（高山杜鹃亚组 subsect. *Lapponica*）的原始种已被证明分布在我国西南部[23]。随着晚第三纪以来古气候的严酷化和青藏高原的隆升，有鳞杜鹃这一枝在向南退缩过程中，有的演变成半常绿（毛枝杜鹃亚属 subgenus *Pseudazalea*）或完全落叶的类群（北亚杜鹃亚属 subgenus *Rhodorastrum*），另一些向新的高山高原分布而产生新的分化，出现了一些进化或特化的新类群（如髯花杜鹃组 Sect. *Pogonanthum* 等）[21, 22]。

系统发育另一枝的3个亚属，其常绿成分也较早地在起源地附近从原始常绿杜鹃演变而来，具居间型叶隙的长蕊杜鹃组Sect. *Choniastrum*提供了演化上密切联系的例证。晚第三纪以来古气候的变迁和亚洲东部季节性干旱的出现，演变出一些半常绿的种类或类群，映山红组Sect. *Tsutsusi* 的二型叶（春叶凋落，夏叶宿存）反映了这一气候变化的特征。而像落叶杜鹃亚属 subgenus *Pentanthera*等显然在冰期到来之前就已演变成落叶类群而得以生存下来并产生了进一步分化。

以上事实表明，杜鹃属的发生、发展受着地史——古地质、古气候的制约，或者说杜鹃属的系统发育反映了古地质和古气候的变迁。同时，从一些类群（如长序杜鹃亚组 subsect. *Pontica*等）中存在着同纬度对应种的分布、特别是高山杜鹃 *R. lapponicum* 的分布所提供的事实，可以进一步推断，杜鹃属远在古北大陆解体或北美板块与欧亚板块分离之前就已散布到整个北半球、直至北极附近。

参 考 文 献

1 Hutchinson J. *Rhododendron Year Book* 1946; 1: 42—47

2 Sleumer H. *Bot Jahrb* 1949; 74: 511—533

3 Ammal E K J, Enoch I C, Bridgwater M. *Rhododendron Year Book* 1950; 5: 78—91

4 Seithe H A. *Bot Jahrb* 1960; 79: 297—393

5 Hayes S F, Keehan J. Cowan J M. *Not Roy Bot Gard Edinb* 1951; 21(1): 1—34

6 Philipson W R, Philipson M N. *Journ Arn Arb* 1968; 49: 193—224

7 Kingdon Ward F. *Rhododendron Year Book* 1947; 2: 90—114

8 Luteyn J L, O'Brien M E. Contributions Toward a Classification of Rhododendron (International Rhododendron Conference). New York: New York Botanical Garden, 1980: 19—245

9 Harborne J B, Williams C A. *Phytochemistry* 1971; 10: 2727—2744

10 Stevenson J B. The Species of Rhododendron. London: The Rhododendron Society, 1930: 1—841
11 Copeland H F. *Amer Midl Nat* 1943; 30: 533—625
12 Cullen J. *Not Roy Bot Gard Edinb* 1980; 39(1): 1—207
13 Chamberlain D F. *Not Roy Bot Gard Edinb* 1982; 39(2): 209—486
14 Philipson W R, Philipson M N. *Not Roy Bot Gard Edinb* 1986; 44: 1—23
15 闵天禄，方瑞征，黄素华．西藏植物志．北京：科学出版社，1986; 3: 553—677
16 方瑞征，闵天禄，黄素华．云南植物志．北京：科学出版社，1986; 4: 338—557
17 Philipson W R. *Not Roy Bot Gard Edinb* 1985; 43: 167—171
18 Back C B.,（张芝玉等译）．被子植物的起源和早期演化．北京：科学出版社，1981: 206—217
19 闵天禄，方瑞征．云南植物研究　1979; 1(2): 17—28
20 Ammal E K J. *Rhododendron Year Book* 1950; 5: 92—98
21 Fang Rui-zheng, Ming Tien-lu. Geological and Ecological Studies of Qinghai-Xizang Plateau [Proceedings of Symposium on Qinghai-Xizang(Tibet) Plateau (Beijing, China)]. Beijing: Science Press, 1981; 2: 1289—1298
22 方瑞征，闵天禄．云南植物研究　1981; 3(2): 147—157
23 杨汉碧，徐克学．植物研究　1983; 3(3): 75—86